Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 24. Oktober 1961 Nr. 66

Lebens-Spuren niederer Tiere (Evertebraten) aus dem württembergischen Stubensandstein (Trias, Mittl. Keuper 4) verglichen mit anderen Ichnocoenosen des Keupers

Von Otto Linck, Güglingen

Mit 5 Tafeln, 2 Abbildungen und 1 Tabelle

Einleitung

Die 4. Stufe des Mittleren Keupers, der württembergische „Stubensandstein", hat gerade im Raum Württembergs für Keuperverhältnisse zahlreiche Zeugnisse ihres einstigen Lebens hinterlassen, vor allem Reste von Süßwasserfischen *(Semionotus, Ceratodus)* und Skeletteile sowie ganze Skelette verschiedener Panzerlurche und Reptilien. Neben Streufunden häuften sich die Funde an einzelnen Orten (Aixheim, Stuttgarter Gegend, Stromberg). Diese Häufung ist nicht nur auf eine stärkere Ausbeutung und entsprechende bessere Durchforschung des Stubensandsteins an den genannten Orten zurückzuführen; die reichen Fundstätten liegen vielmehr im Auslauf der großen, vom Vindelizischen Abtragungsgebiet stammenden Sandschüttung, wo sich diese mit der Ton- und Steinmergelfazies der inneren Stubensandstein-Sedimentationsmulde verzahnt (Thürachs „Mittlere Keuperzone" 1888/89). Dieses Faziesgebiet des km 4 bildet in Württemberg einen Streifen vom Stromberg bis zum Oberen Neckar. Offenbar konnte die „Randliche Keuperzone" Thürachs mit ihrer überwiegenden Sandschüttung von vornherein weniger Lebenserzeugnisse überliefern, weil in ihr die Lebensbedingungen ungünstiger waren als im Übergang von der Sandfazies zur Tonfazies des Beckeninnern. Die meisten Wirbeltierreste lieferte der Stubensandstein des

Strombergs, der 4 durch mächtige Tonmergelfolgen getrennte Haupt-Sandsteinhorizonte enthält („Unterer, Mittlerer, Oberer Stubensandstein und Löwensteiner Sandstein" VOLLRATHS [1929 a], „I, II, III Sandsteinhorizont und Löwensteiner Sandstein" LINCKS [1938], je mit zugehörigen Mergelfolgen). Nach einer Zusammenstellung von BERCKHEMER (1938) fanden sich im Stubensandstein des Strombergs neben Semionoten und an einer Stelle angehäuften *Ceratodus*-Zähnen (LINCK 1936 und 1938) 3 Arten Stegocephalen aus 2 Gattungen und mehr als ein Dutzend Arten von Reptilien, die sich auf 8 Gattungen und 5 größere Gruppen verteilen. Es handelt sich um Wasser-Bewohner (die Fische), Land-Wasser-Bewohner und reine Landtiere, deren Reste nach der ganzen Art der Einbettung und Erhaltung jedenfalls nicht weit verfrachtet worden sein können; sie bezeugen einen autochthonen Lebensraum. Im Gesamtprofil des Stromberg-Stubensandsteins fanden sich die meisten Wirbeltierreste im „Mittleren Stubensandstein", aber auch der „Untere Stubensandstein" ist keineswegs „nahezu fossilleer" (VOLLRATH 1929 a); nur aus dem „Oberen Stubensandstein" und dem „Löwensteiner Sandstein" sind keine sicheren Wirbeltierfunde bekannt. Gerade im Unteren und Mittleren Stubensandstein des Strombergraums sind nun zugleich fossile Lebens-Spuren niederer Tiere besonders häufig.[1] Schon STOLL gibt dies 1929, S. 37, für seinen Sandstein sb (der dem Unteren Stubensandstein VOLLRATHS entspricht) ausdrücklich an, während LANG (1909 a, b) und VOLLRATH a. a. O. den Spurenreichtum des Unteren Stubensandsteins im Stromberg nicht erwähnen. Der vielfache Wechsel von Ton- und Sandsteinschichten war im Stromberg für die Erhaltung fossiler Lebens-Spuren besonders günstig, und die in manchen Horizonten zu beobachtende Fülle von Lebens-Spuren niederer Tiere läßt wenigstens zeitweise auf ein reiches Kleintierleben schließen, das in gewissem Maß wohl auch die Voraussetzung für das reiche autochthone Großtierleben bildete. An manchen Stellen gab es offenbar Massensiedlungen grabender und wühlender Evertebraten, die sich jedenfalls den kleinen Sauriern (etwa *Aetosaurus, Procompsognathus*) als Nahrung angeboten haben mögen. Im Stromberg-Stubensandstein kommen auch große Muscheln (*Trigonodus* d. aut., wahrscheinlich *Unio franconicus* Dehm, vorläufige Abb. 3 bei LINCK 1938) vor; von diesen könnten „Ruhespuren" erwartet werden. Schließlich weisen „Drift-Marken von Equisetiten" und „Fossile Wurzelböden" (LINCK 1943 und 1956) darauf hin, daß die wasserreiche Halbwüste der Stubensandsteinzeit im Strombergraum zuweilen örtlich Pflanzenwuchs getragen hat.

Abgesehen von der vorläufigen Veröffentlichung von Evertebraten-Spuren des km 4 in LINCK 1938 sind aus dem württembergischen Stubensandstein an fossilen Lebens-Spuren bisher nur zwei Tetrapoden-Fährten beschrieben worden. Im Jahre 1935 beschrieb F. v. HUENE die hier (Taf. 3) wegen einer zusätzlichen Evertebraten-Spur erneut behandelte, im Tübinger Geologisch-Paläontologischen Institut aufbewahrte Pseudosuchier-Fährtenplatte aus dem km 4 von Feuerbach; 1941 bearbeitete derselbe Autor Prosauropsiden-Fährten aus dem km 4 von Lustnau (ebenfalls in der Tübinger Instituts-Sammlung). Aus dem Mittleren Stubensandstein von Hohenhaslach besaß nach einer brieflichen Mitteilung der verstorbene Professor SOERGEL (Freiburg) undeutliche Tetrapoden-Fährten. Außerhalb von Württemberg fand TRUSHEIM (1937) einen „Phytosaurus-Tritt" in der Heldburgstufe des fränkischen Keupers (= Mittlerer Stubensandstein). Das sind im Hinblick auf den verhältnismäßigen Reichtum an Reptilresten und die guten Erhaltungsmöglichkeiten, zumal im Stromberg, merkwürdig wenig fossile Tetrapoden-Fährten! Das Verhältnis von körperlichen Resten zu Fährten ist geradezu umgekehrt wie im Chirotherien-Sandstein des Buntsandsteins.

[1] Die als „ens sui generis" in den eigentlichen Stubensandstein des Strombergs von Westen her einstrahlende „Ochsenbach-Schicht" mit ihrer paramarinen Fauna enthält keine fossilen Lebens-Spuren (LINCK in W. CARLÉ & O. LINCK 1949).

Allgemein werden fossile Lebens-Spuren aus dem Stubensandstein und seinen außerwürttembergischen Entsprechungen nur selten in der Literatur genannt. Die wenigen Angaben sind zudem kaum verwertbar; vielfach sprechen sie auch von „Fährten", wenn gar keine „Fährten" im eigentlichen Sinne, also Lauf-Fährten von Reptilien oder Arthropoden, gemeint sind. So referiert LANG (1909 b) für einen km-4-Aufschluß des westlichen Schönbuchs „fossile Tierfährten", für den Stromberg-Stubensand an einer Stelle „Kriechspuren", ein andermal gebraucht er für den km 4 von Gündelbach im Stromberg den Ausdruck „anscheinend Fährten". STOLL erwähnt (1929) „undeutliche Fährten", die er in einem Bruch bei Sindelfingen fand. Präziser gibt KÖPF in seiner Dissertation (1925) „senkrecht gestellte Röhren" aus einer Steinmergelbank des km 4 von Tübingen (Tiefenbachtal) an. Im Material des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart lag ein Stubensandstein-Handstück von Brühl bei Eßlingen, das „Röhrenausfüllungen mit Bohrgängen von Tubicolen" enthielt. Außerhalb von Württemberg führt TRUSHEIM (1937) „Wurmgänge" aus der Heldburgstufe des fränkischen Keupers an; genauer bezeichnet THÜRACH (1889) fossile Lebens-Spuren, die er an einer schwachen Bank seines Oberen Semionoten-Sandsteins (= Unterer Stubensandstein) von Schlechtsart im nördlichen Franken beobachtete, als „ausgefüllte Röhren und rundliche Zapfen (von Sandwürmern herrührend)". Es ist dies die einzige Erwähnung fossiler Lebens-Spuren in den so sorgfältig aufgenommenen Profilen THÜRACHS aus den fränkischen Äquivalenten des württembergischen Stubensandsteins. Aus dem Rahmen fallen schließlich zwei Hinweise von O. KUHN (1937 a, b) auf „Fährten und Bauten mariner Würmer (*Isopodichnus* etc.)" im fränkischen Semionotensandstein, der dem „Unteren Stubensandstein" VOLLRATHS entsprechen würde. *Isopodichnus* kommt nach bisheriger Kenntnis jedenfalls im württembergischen Stubensandstein nicht vor.

Wenn sich die genannten Angaben der Literatur über fossile Lebens-Spuren des württembergischen Stubensandsteins und seiner außerwürttembergischen Äquivalente im einzelnen auch nicht auswerten lassen, so bezeugen sie doch, daß auf die Tätigkeit niederer Tiere zurückzuführende Ichnofossilien verschiedentlich im km 4 und nicht nur im Stromberg vorkommen; fossile Lebens-Spuren scheinen aber im km 4 selten zu sein, auch wenn sie bisher vielfach übersehen oder vernachlässigt worden sein mögen. Grundsätzlich bereichern die zu beschreibenden fossilen Lebens-Spuren das Lebensbild der Stubensandsteinzeit, wobei gerade im Sedimentationsraum des km 4 von Bedeutung ist, daß erhaltene Lebens-Spuren ein bodenständiges Kleinleben beweisen. Freilich erscheint die ganze im folgenden beschriebene, bisher bekannte Spurenfauna des km 4 als „primitiv"; aber eben dadurch unterscheidet sie sich von den Ichnocoenosen der anderen Keuperstufen, eben dadurch dürfte sie für den überwiegend kontinentalen Bildungsraum des Stubensandsteins bezeichnend sein.

Für die Auswertung und Benützung fossiler Lebens-Spuren ist eine systematische Erfassung und Benennung unerläßlich. Die Beschränkung auf eine beschreibende, offene Namengebung ist zu schwerfällig; daher werden wenigstens die wichtigsten festgestellten Spuren-Formen des km 4 in üblicher Analogie zur zoologischen Nomenklatur binominal benannt. Nur durch eine solche Benennung können Ichnofossilien prägnant festgelegt und zitatfähig gemacht werden. Nur systematisch eingeordnete, entsprechend beschriebene und nomenklatorisch fixierte Spurenfossilien können palaeobiologisch, palaeogeographisch, stratigraphisch ausgewertet werden (zur Problematik und Methodik der Deutung, Wertung und Benennung fossiler Lebens-Spuren vgl. vor allem A. SEILACHER 1953). Im Vordergrund der Betrachtung steht dabei nicht die „Deutung", das heißt die Beziehung der Ichnofossilien auf bestimmte Erzeuger, die für die meisten Evertebraten-Spuren problematisch bleibt, sondern die Wertung, systematische Einreihung und Benennung nach „Bautypen" (RUD. RICHTER) oder „Ökotypen" (A. SEILACHER), wobei die Spuren generell möglichst in große Bau- bzw. Ökotypen-Gattungen eingereiht werden sollten. Formen, die sich innerhalb des Grund-

typs, der „Gattung", in Einzelheiten unterscheiden, werden spezifisch als „Arten" geführt. Dabei können im besonderen Fall der Ichnofossilien auch „stratigraphische Arten" zweckmäßig sein; denn gerade Spurenformen niederer Tiere (Würmer!) können sich in gleichartigen Biotopen konvergent durch die ganze Erdgeschichte wiederholen. Für die Auswertung einzelner Ichnocoenosen ist es aber unter Umständen von Bedeutung, daß von einem Spurentyp („Gattung") mehrere Formen („Arten") beobachtet werden.

Die einzelnen Lebens-Spuren

A. *Planolites* Nicholson 1873 (sensu Rud. Richter)

In den tiefsten Schichten des Unteren Stubensandsteins, wenig über der Obergrenze der Bunten Mergel, liegen im Stromberg feinkörnige, zum Teil verkieselte Sandsteinbänkchen oder Sandsteinlinsen, die von zahlreichen, regellosen „Wurmgängen" durchzogen sind. Es gelang nicht, die Wurmspurenbänke oder Wurmspurenlinsen anstehend aufzufinden; die folgenden Beobachtungen stützen sich ausschließlich auf Lesestücke, die aus dem genannten Horizont in gleicher Ausbildung an verschiedenen Orten des Strombergs gefunden wurden (auf dem Michelsberg bei Cleebronn, der eine Kappe von Unterem km 4 trägt, auf den Markungen Eibensbach, Pfaffenhofen, Hohenhaslach, Häfnerhaslach).

Die untersuchten Stücke sind von einem dichten Gedränge von Tunneln, Wühlgängen, vielleicht auch einfachen Schächten durchzogen; wo die ursprüngliche Sedimentfüllung, die im Innern des Gesteins meist nur noch schattenhaft zu erkennen ist, verlorenging, erscheint das Gestein mitunter völlig durchlöchert, geradezu zerfressen (Taf. 1, Fig. 1, Blick auf die Oberseite eines Stücks von Eibensbach). Waagrecht verlaufende Gänge liegen zuweilen als ausgefüllte Vollformen (nicht Reliefs) auf den Schichtflächen der Lesestücke, ohne daß sich feststellen ließe, ob es sich um ursprüngliche Schichtober- oder -unterseiten handelt; die verhältnismäßig kurzen vollkörperlichen Tunnelstücke verschwinden ins Gestein hinein mit sedimentgefüllten, zuweilen auch offenen Tunneln.

Irgendeine bestimmte Richtung, Bauform oder Gliederung dieser wirren Tunnel ließ sich nicht feststellen, so daß es zunächst nicht möglich ist, diese für den Untersten Stromberg-Stubensandstein bezeichnenden Lebens-Spuren an beschriebene Ichno-Gattungen anzuschließen. Doch hat Rud. Richter (1920, S. 226) vorgeschlagen, derartige einfache, ohne bestimmte Richtung das Sediment durchziehende Freß- und Wandertunnel generell an *Planolites* Nicholson 1873 anzuschließen; neuerdings hat auch Howell (1948) solche unregelmäßig das Gestein durchsetzende Gänge als *Planolites* Nich. bezeichnet und sie für kotgefüllte Grabgänge von Würmern gehalten. *Planolites vulgaris* soll als Genotyp gelten, und „*Planolites*" als Formgenus für alle derartigen horizontal oder schräg im Gestein verlaufenden Gänge von 8—12 mm Durchmesser verwandt werden. Durch diese Sinnänderung (Commutatio sensus) sind diese indifferenten Tunnel so weit festgelegt, daß sie zitiert werden können; ich bezeichne entsprechend die Tunnelgänge des Untersten Stromberg-Stubensandsteins (ohne Art-Ausscheidung) als

Planolites Nich. sp. (sensu Rud. Richter)

Belegstück der *Planolites*-Spuren des km 4 des Strombergs ist das auf Taf. 1, Fig. 1, abgebildete Handstück von Eibensbach; es wird der Geologischen Abteilung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart übergeben werden und erhält dort die Nummer 19 686.

Im einzelnen schwankt der Durchmesser der *Planolites*-Tunnel aus dem Unteren Stubensandstein des Strombergs von 2—11 mm. Es sind etwa 4 verschiedene Durchmesserstufen, zwischen denen es keine Übergänge gibt; die verschieden starken Durchmesser müssen auf verschiedene Erzeuger zurückgeführt werden, deren Körperdurch-

messer nach RUD. RICHTER dem Durchmesser der heutigen Tunnel bzw. deren Füllungen entsprochen haben muß. Es ist möglich, daß zusätzlich auch einige einfache Vertikal-Schächte das Gewirr der Tunnel durchteufen. Die Wand dieser weiteren Röhren zeigt (ähnlich wie bei MÄGDEFRAU 1932, Taf. 5, Fig. 3) mitunter eine runzelige Querriefung, die auf Muskelkontraktionen des Erzeugers hinweisen könnte; aber die *Balanoglossites*-Röhre MÄGDEFRAUS wurde in verfestigtem Kalkschlamm gegraben, in einem Sand-Sediment können sich nach allgemeiner Ansicht derartige Kontraktions-Spuren kaum erhalten. Auf Sediment-Setzung können aber diese Runzeln auch nicht zurückgeführt werden. Merkwürdig ist schließlich, daß auf fast allen Lesestücken der *Planolites*-Schicht die weiteren Tunnel, aus denen die Füllung herausgefallen ist, durch freitragende, 2 mm starke Spangen einer späteren Tunnel-Generation durchkreuzt werden (Taf. 1, Fig. 1). Wahrscheinlich sind die größeren, älteren Tunnel zunächst vom Hangenden her mit Ton ausgefüllt gewesen; die Erzeuger der 2-mm-Tunnel durchbohrten dann den Tonkern der älteren Tunnel, wobei sie von der Seite den Feinsand in die Durchbohrung der Tonfüllung der älteren Tunnel hineinschafften. Die Füllung der älteren Gänge ist heute herausgefallen, und die verfestigten Stücke der jüngeren kreuzen nun frei den offenen Hohlraum der älteren Tunnel.

Eine sichere Beziehung der *Planolites*-Gänge auf bestimmte Erzeuger ist nicht möglich; am ehesten ist wohl an Würmer zu denken. Wenn auch derartige einfache, sedimentgefüllte Freß- und Wandertunnel allgemein, palaeogeographisch und palökologisch wenig aussagen, so weisen sie jedenfalls in dem sonst lebensarmen Stubensandstein auf Zeiten hin, die örtlich und vorübergehend erstaunlich lebensreich waren. Nach ihrem biologischen Umriß können die Erzeuger der *Planolites*-Gänge nur in durchfeuchtetem Sediment gelebt haben, vermutlich auf dem Grund stehender Wasseransammlungen, die — wie die verschiedenen Generationen der Gänge erkennen lassen — bei einer gewissen Sedimentationsunterbrechung einige Zeit bestanden haben.

B. *Taenidium* Heer 1877

Im württembergischen Stubensandstein fanden sich bis jetzt 3 Formen gegliederter Stopftunnel. Die perlen- oder pillenförmige Segmentierung der Füllung derartiger gestopfter Tunnelgänge kam entweder dadurch zustande, daß die Erzeuger beim Durchtunneln des Sediments das zu beseitigende Material in regelmäßigem Rhythmus nach rückwärts „bergmännisch versetzten“, oder sie waren „Sedimentfresser“, die „durch pulsierende Entleerungen des Darms“ das seines organischen Gehalts beraubte Material in Pfropfen rückwärts schoben (RUD. RICHTER in WILCKENS 1947, S. 44). Die Füllmasse kann heute herausgefallen sein; dann zeigt die entstandene Hohlform entsprechende negative Gliederung durch Grübchen oder Dellen. Fossile Stopftunnel mit im einzelnen abweichender, aber im Bauprinzip gleicher Gliederung sind unter vielen Namen aus den verschiedensten Formationen beschrieben worden. Angeführt seien besonders *Taenidium* Heer 1877 und 1888, ferner *Münsteria* Sternberg 1833 (wobei unter „*Münsteria*“ auch ganz andersartige fossile Spuren laufen), *Keckia* Glocker 1842, auch *Pseudocrinus* Anelli 1935; alle mit diesen Gattungsnamen belegten Stopftunnel-Formen fanden sich in marinen Sedimenten. Neuerdings hat BRADY (1947) unter dem Gattungsnamen *Scolicocoprus* 2 analoge Stopftunnel aber auch aus dem kontinentalen triassischen Coconino-Sandstein von Arizona beschrieben, mit den Artnamen *cameronensis* und *arizonensis*. Der ähnlich segmentierte *Rhizocorallites articulare* A. H. Müller (1955 und 1956)[2] aus dem thüringischen Rät ist nach dem Autor ein in der Schichtfläche liegender U-Bau und kein Stopftunnel.

[2] *Rhizocorallites* ist männlich. Da nach Art. 14 a der internationalen Regeln der adjektive Artname grammatisch mit dem Gattungsnamen übereinstimmen muß, ist statt „*articulare*“ „*articularis*“ zu setzen.

Ich schließe die Stopftunnel des Stubensandsteins an *Taenidium* Heer an, für das Wilckens 1947 folgende Diagnose gegeben hat: „Grabgänge, die eine Gliederung aufweisen, indem die zylindrischen Tunnel regelmäßige Erweiterungen aufweisen, die durch Einschnürungen voneinander getrennt werden. Die Gänge können von einem axialen Gang ausgehen oder einzeln auftreten.“ Heer hatte übrigens alle seine Taenidien noch als „Algen“ beschrieben, was in seinen Originaldiagnosen in Erscheinung tritt.

B 1. *Taenidium crinoidiforme* n. sp.

Das auf Taf. 1, Fig. 2, abgebildete *Taenidium* ist ein Unikum. Die feinkörnige Platte, ein einzelnes Lesestück aus dem Mittleren Stubensandstein von Cleebronn im Stromberg, wenig über der Ochsenbach-Schicht, enthält einfache Stopftunnel von 8 mm Durchmesser, deren aus dem Material der Platte bestehende Füllung durch Einschnürungen ziemlich regelmäßig in schmale Stopfpillen gegliedert ist. Die einzelnen Pillen stehen etwa wie senkrecht gestellte abgerundete Tabletten hintereinandergereiht. Die Tunnel ziehen sich leicht geschwungen, ohne scharfe Knicke parallel zur Schichtung, aber auch schräg und senkrecht zu dieser durch das Gestein. Wo die Spur horizontal geschnitten wird, erkennt man, daß die Einschnürungen der Tunnelfüllungen ziemlich tief, etwa bis zu einem Viertel des Gang-Durchmessers, reichen.

Ich gebe der beschriebenen *Taenidium*-Spur, nachdem ich den Namen schon 1942 vorläufig genannt habe, den Artnamen

Taenidium crinoidiforme n. sp.

mit der Diagnose: Einfache, leicht geschwungene schmal-pillenförmig gegliederte Stopftunnel der Formgattung *Taenidium* Heer. Fundschicht: Mittlerer Stubensandstein von Cleebronn im Stromberg. Die Art unterscheidet sich von den meisten anderen Taenidien, vor allem aber von den beiden von Brady aus dem kontinentalen Coconino-Sandstein beschriebenen *Scolicocoprus*-Arten durch die schmale Form der einzelnen Pillen. Namen nach der äußeren Ähnlichkeit mit gewissen Crinoidenstielen. Das auf Taf. 1, Fig. 2, abgebildete einzige Stück ist das Typusstück; es erhält im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart die Nummer 19 687.

B 2. *Taenidium* sp. Kleine, büschelige Form

In den spurenreichen Schichten des Mittleren Stromberg-Stubensandsteins fanden sich wenig unter der Ochsenbach-Schicht verschiedentlich die auf Taf. 2, Fig. 1, abgebildeten, büschelig gehäuften, kurzen Spurenzüge von 2,5 mm Durchmesser. Es sind keine Reliefs ausgefüllter Kriechrinnen, sondern zylindrische Vollkörper, also wiederum Füllungen endogener Tunnelgänge. Wo die Füllung herausgefallen ist, blieben als „negative Reliefs“ offene, flache Rinnen zurück. Wahrscheinlich liegen die Spuren auf einer einstigen Schicht-Unterseite; sie sind innerhalb des Feinsand-Sedimentes gezogen worden, auf dessen Schichtfläche sie heute in Erscheinung treten; sie führen an verschiedenen Stellen auch in das Sand-Sediment zurück. Vor allem in den offenen Rinnen, aber auch an manchen Stücken der im allgemeinen stark angewitterten Gangfüllungen zeigt sich wiederum eine regelmäßige Stopfgliederung mit rundlichen Dellen bzw. Pillen. Es liegt auch hier ein *Taenidium* vor, das sich in Größe, allgemeiner Führung, Büschelung und Struktur von dem unter B 1 beschriebenen *Taenidium crinoidiforme* n. sp. unterscheidet. Die Spur wird in offener Namengebung als „Kleine, büschelige Form von *Taenidium*“ bezeichnet. Im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart erhält das Belegstück (Taf. 2, Fig. 1) aus dem Mittleren Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg die Nr. 19 688. Da die verschiedensten Tiere Stopftunnel erzeugen können, muß der Erzeuger dieser kleinen *Taenidium*-Spur nicht unbedingt im Kreis der Würmer gesucht werden; denkbar wären auch Insektenlarven (vgl. den bei Linck 1942, Taf. 7, Fig. 19, abgebildeten Stopfgang einer rezenten Tetanoceren-Larve im Schlamm eines Klärbeckens). Der spurenführende Mittlere Stu-

bensandstein des Strombergs zeigt verschiedentlich Kristallrelikte von Steinsalz; die Wasseransammlungen der Mittleren Stubensandsteinzeit des Raums müssen salzhaltig gewesen sein. Gerade in salzhaltigen Binnenseen der Gegenwart, z. B. in Nevada, treten heute Insektenlarven so massenhaft auf, daß „die von den Wellen ausgeworfenen Massen stellenweise einen förmliche Hügel auftürmenden Wall bilden" (Rud. Richter 1924, S. 139, Zitat nach Bericht von Williston).

B 3. *Taenidium duplum* **n. sp.**

Das Geologisch-Paläontologische Institut der Universität Tübingen bewahrt unter Katalognummer 1 c 1124 eine große Fährtenplatte aus dem Stubensandstein von Feuerbach, die in gegensätzlicher Erhaltung mehrere Tetrapoden-Fährten und eine eigentümliche Evertebraten-Spur trägt (Taf. 3, Fig. 1 zeigt einen Ausschnitt der Platte). Die aus Tritten und Schwanz-Schleppspuren zusammengesetzten Tetrapoden-Fährten hat F. v. Huene 1935 bearbeitet und Pseudosuchiern, vielleicht *Saltoposuchus*, zugeschrieben. Die Tritte der Saurier erscheinen auf der Platte als Ausgüsse von Eintritten in das einstige Liegende der Sandsteinplatte. Wahrscheinlich bestand dieses aus Tonmergeln; über den noch weichen und unbedeckten Ton sind die Reptilien gelaufen, ihre Eintritte wurden später von Sand eingedeckt. Die Wirbeltierfährten erscheinen heute entsprechend als „positive exogene Hyporeliefs" auf der einstigen Unterseite der Feuerbacher Platte. Zusätzlich zieht sich über die Platte als „negatives Hyporelief" ein Netz eingetiefter gegliederter Rinnen, die zum Teil die Tetrapoden-Tritte schneiden, also zeitlich nach diesen entstanden sind. Dazu schrieb schon F. v. Huene 1935: „Durch die Fährtenfolge II führt eine später gekrochene Evertebratenfährte, die die Abdrücke zerstört hat."

Im einzelnen besteht die Evertebraten-Spur aus einer durchschnittlich 13 mm breiten Rinne, in der rechts und links eines „Mittelwulstes" gegenständige flache Dellen zu erkennen sind. Nach diesen Merkmalen wurde die Evertebraten-Spur schon als „Gastropoden-Kriechspur" gedeutet. Vor allem erinnert die Tübinger Spur an eine von Rücklin (1932) beschriebene „Gastropoden-Fährte" aus dem Voltziensandstein des Saarlandes; aber bei der von Rücklin beschriebenen Spur handelt es sich nach den Angaben des Autors um eine auf einer Schicht-Oberseite eingetiefte Kriechspur, also um ein „negatives exogenes Epirelief" mit entsprechenden Ausgüssen auf der Schicht-Unterseite des zugehörigen Hangenden („Positive Hyporeliefs"). Bei der Evertebraten-Spur aus dem Stubensandstein von Feuerbach sind die stratonomischen Verhältnisse umgekehrt: Die Spur erscheint als „negatives Hyporelief" auf einer durch die positiven Tetrapoden-Tritte sicher gekennzeichneten Schicht-Unterseite. Die Feuerbacher Evertebraten-Spur kann somit keine exogene Kriechspur sein; sie muß als „endogene Innenspur" entstanden sein, nachdem der Sand der heutigen Sandsteinplatte schon abgelagert war. Im ganzen halten sich Spurenzüge peinlich an die wellige Fläche der Fährtenplatte (deren einstige Unterseite); sie führen nirgends in den Sandstein (nach oben) hinein; sie setzen nirgends aus, auch nicht in den Mulden des Plattenreliefs, die ja im Ausguß Erhöhungen der einstigen Liegend-Schicht wiedergeben und in die sich die Schwanz-Schleppspuren der Reptilien besonders tief eingeschnitten haben. Die Evertebraten-Spur der Tübinger Platte ist also zugleich eine ausgesprochene „Grenzflächen-Spur", deren Erzeuger sich genau an die Grenze zwischen dem hangenden Sand und dem vermuteten liegenden Ton gehalten hat.

Das eigentliche Relief der Spur ist ziemlich unscharf; es sieht aus wie aufgeweicht, verflossen. Mehrere Abschnitte der Spur sind auch doppelt befahren worden. In den mehrfach befahrenen Abschnitten ist die Form der Spur besonders undeutlich, doch sind hier die Dellen mitunter als länglich-rechteckige, gerundete Gruben auch wieder sehr scharf ausgeprägt. Die beiden Dellenreihen bestimmen die Spur; der verschwommene Mittelwulst ist $\pm$ nur die Grenzwand zwischen den gegenständigen Dellen. Im Ausguß würde die Spur das positive Relief zweier Reihen länglicher Kör-

perchen zeigen, die durch eine seichte Längsfurche und Querfurchen getrennt sind. Nach diesem Befund handelt es sich wieder um einen gegliederten Stopftunnel, aber diesmal mit 2 parallelen Reihen gegenständiger Pillen. Die ursprünglichen Kot- oder Sedimentpfropfen sind aber nicht erhalten; sie sind aufgelöst, herausgefallen oder auf der Liegend-Schicht zurückgeblieben. Diese Erhaltung des einstigen vollkörperlichen Stopftunnels als negatives Hypo-Grenzrelief entspricht der Erhaltung mancher Teile des „Kleinen, büscheligen *Taenidiums*" Abschnitt B 2, Taf. 2, Fig. 1, bei dem die vollkörperliche Stopfspur zum Teil auch nur als negative Dellenreihe erhalten geblieben ist. Ökologisch und strationomisch entspricht die Stubensandstein-Spur weitgehend den „Zopf-Rinnen" von Weiss (1940) aus den jurassischen Sandsteinen; auch die Zopf-Rinnen sind negative Hypo- und Grenzreliefs, doch nimmt Weiss an, daß seine Zopf-Rinnen vom liegenden Ton her ausgefüllt waren. Bei der vorliegenden Keuper-Spur ist das unwahrscheinlich; die Pillen bestanden aus Sand und sind vermutlich schon kurz nach ihrer Bildung „aufgeweicht" worden. Daß sich der Erzeuger so streng an die Grenze Sand/Ton hielt, kann seinen Grund darin gehabt haben, daß sich hier Wasser staute, das für den Erzeuger lebensnotwendig war. Da auf der Fährtenplatte Ausgüsse von Trockenrissen fehlen, ist die zu vermutende liegende Tonschicht, in deren feuchte Oberfläche die Saurierfährten eingetreten worden sind, vor Bedeckung durch den Sand nicht ausgetrocknet gewesen.

Sehr merkwürdig ist, daß die zweireihige Stopftunnel-Spur in einigen Abschnitten zweimal, das heißt von 2 Individuen nacheinander, befahren worden ist (Taf. 3, Bildmitte). Das ist ungewöhnlich, da tunnelgrabende Tiere im allgemeinen fremde Gänge meiden; zumal als „Sedimentfresser", für die ja ein Sediment, das schon durch den Darm eines Artgenossen gegangen war, wenig Reiz hatte. Durch diese mehrfach benützten Strecken kam auch die auffallende netzförmige Raumaufteilung durch die Spur zustande, die an regelmäßige Trockenrisse erinnert.

Neuerdings hat A. Seilacher (1960) bei einer Untersuchung der problematischen sogenannten Perlschnur der Jurasandsteine eine Spur *Neonereites biserialis* n. g., n. sp. beschrieben, die mit 2 Reihen gegenständiger kugeliger Kotpillen auf den ersten Blick Ähnlichkeit mit der Evertebraten-Spur aus dem km 4 von Feuerbach hat. Für die Gattung *Neonereites* sind aber nach Seilacher zusätzliche „lappige Wühlhöfe" um die parallelen Kotpillenschnüre kennzeichnend, analog wie bei den palaeozoischen Nereiten.

Die Evertebraten-Spur der Tübinger Fährtenplatte zeigt keine „Wühlhöfe"; sie ist ein als negatives Hyporelief erhaltener reiner Stopftunnel mit 2 Pillenreihen, ein „verdoppeltes, einfaches *Taenidium*". Ich bezeichne die Spur entsprechend als

Taenidium duplum n. sp.

mit der Diagnose: Stopftunnel mit zwei parallelen Reihen länglich-rundlicher, gegenständiger Kot- oder Sedimentpillen; hier als negatives Hyporelief erhalten. Typusstück ist die Platte I c 1124 des Geologisch-Paläontologischen Instituts Tübingen aus dem km 4 von Feuerbach.

Taenidium duplum n. sp. ist sonst aus dem Stubensandstein, ja aus dem ganzen Unteren und Mittleren Keuper bis jetzt nicht bekannt. Nach freundlicher brieflicher Mitteilung von Dr. Seilacher (Bagdad) kommen jedoch ähnliche doppelreihige Stopftunnel-Spuren im Coconino-Sandstein Arizonas, im deutschen Rotliegenden, Buntsandstein und Rät-Sandstein vor; im Coconino-Sandstein und im Rät alternieren zum Teil die Pillen. Als Erzeuger können nur Weichtiere in Betracht kommen.

C. *Cylindricum* Linck 1948

Definition: Nicht verjüngte, halbkugelig endende, einfache Zapfen auf der Unterseite von Sandsteinbänken. In der Regel mehr oder weniger senkrecht zur Schichtfläche; als Ausfüllungen der unteren Enden einstiger Vertikalröhren der Sandschicht

gedeutet. Genotypus ist *Cylindricum gregarium* Linck; der Name ist aus Prioritätsgründen zu ersetzen durch *Cylindricum antiquum* (Plien.) nach PLIENINGER 1845, Taf. 2, Fig. 5.

C 1. *Cylindricum grande* n. sp.

Im Mittleren Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg sind wenig unter der Ochsenbach-Schicht in rote und graue Mergelfolgen, in denen 1936 der nach BERCKHEMER (1938) älteste *Plateosaurus* gefunden worden ist, feinkörnige, zum Teil verkieselte, bis zu 35 cm starke Sandsteinlinsen eingeschaltet, aus deren Unterseite große *Cylindricum*-Zapfen herausragen (Taf. 4, Fig. 1). Der schönste Aufschluß, der alte Ippichsche Bruch (Bild 7 bei LINCK 1938) ist heute weitgehend verschüttet. Nach Lesestücken scheint der Horizont der „Zapfen- oder *Cylindricum*-Schichten" im ganzen Stromberg durchzugehen.

Die mehr oder weniger kreisrunden Querschnitte der Zapfen haben einen Durchmesser von 11—16 mm; größere und kleinere Formen sind nicht gemischt. Die Zapfen ragen aus der Unterseite der Sandsteinlinsen meist nur 1—3 cm weit heraus, längere Zapfen sind an den herabgefallenen Blöcken stets abgebrochen (Taf. 4, Fig. 1). Anstehend waren aber auch längere Zapfen zu beobachten, die bis zu 10 cm Länge in den liegenden grauen Tonmergel der Sandsteinlinse eindrangen; diese längeren Zapfen hatten aber nicht mehr die eigentümliche starre Form der kurzen Zapfen, sie sind mehr oder weniger krumm und knickig (Taf. 4, Fig. 2). Die Formveränderung dürfte nachträglich durch Setzen des Ton-Sediments erzeugt worden sein. Auch die Quer-Runzelung mancher Zapfen könnte diagenetisch entstanden sein; immerhin fällt auf, daß die Zapfen sehr leicht mit stets senkrecht zur Längsachse stehender Fläche abbrechen. Die Füllung der Zapfen besteht aus feinem, ungeschichtetem Sandstein, offensichtlich dem Material der Sandsteinlinse. Der sandige Kern der Zapfen ist mitunter in eine von Mergelbröckchen durchsetzte Tonhaut eingehüllt, die diagenetisch entstanden, aber vielleicht auch als Rest einer ursprünglichen Hülle, einer Verfestigung, einer Agglutination der Röhrenwand, gedeutet werden kann.

Nach oben, in die verkieselte und geschichtete Sandsteinlinse hinein, setzen sich die meisten Zapfen nicht fort. Es entspricht dies genau den Zäpfchen von *Cylindricum antiquum* (Plien.) (= *gregarium* Linck) aus dem Schilfsandstein, die sich niemals auch nur andeutungsweise in den Sandstein verfolgen lassen. Die Stubensandstein-Zapfen des Strombergs aber zeigen wenigstens zuweilen Fortsetzungen in das Sand-Sediment hinein, als kurze Stücke hohler Röhren, als zylindrische Fragmente oder als schattenhafte Andeutungen und vertikale Verfärbungsstreifen. Runde Röhrenenden von der Form der Unterseite-Zapfen wurden innerhalb der Sandsteinlinse nicht beobachtet. Sicher setzten sich alle Zapfen der Unterseite ursprünglich als Vertikalröhren in den Sandstein hinein fort, die das ganze Sediment durchstießen, aber nur ausnahmsweise erhalten blieben.

Auf der Oberseite der zapfentragenden Sandsteinlinse erscheinen die im Sediment verschwundenen Vertikalröhren im Querschnitt wieder als helle Kreisflächen (Taf. 5, Fig. 1); meist in großer Zahl (bis zu 500 auf den Quadratmeter), aber auch in weiterer Streuung und einzeln. Zweimal fanden sich auf der Schichtoberseite auch waagrecht liegende Röhrenfüllungen, die mit benachbarten Kreisflächen von Vertikalröhren in Verbindung standen. Die Vertikalschächte hörten aber an der Oberseite der Sandsteinlinse nicht auf. Sie reichten als sandgefüllte, nach oben offene Röhrenstücke, als „obere Zapfen" der Sandsteinlinse, bis 10 cm weit in die hangenden Ton- und Sandmergel hinauf (Taf. 5, Fig. 2), oder es zeigten im dunklen Ton wenigstens hellere Kreisflächen an, daß sich die Vertikalröhren noch bis in den Ton hinein fortgesetzt haben. Die längste Röhre, die sich in verschiedenen Erhaltungen vom Zapfen der Unterseite durch die Sandsteinschicht bis ins Hangende verfolgen ließ, hatte eine Länge von 35 cm; die Kombination mit den Röhrenspuren des Hangenden ergab eine

durchschnittliche Gesamtlänge der Vertikalröhren von etwa 45—50 cm. Die Füllmasse der oberen Röhrenzapfen besteht aus dem Material der Sandsteinlinse; der Sand muß aus dieser nach oben gelangt sein, sei es als beweglicher, wassergetränkter „Schwimmsand" durch Sedimentdruck, sei es durch aktive Betätigung des Erzeugers. In einem einzigen Fall zeigte ein „oberer Zapfen" eine spitzwinkelige Gabelung nach oben. Abb. 1 gibt eine schematische Darstellung der verschiedenen Erhaltungsformen der Zapfen und zugehörigen Vertikalröhren.

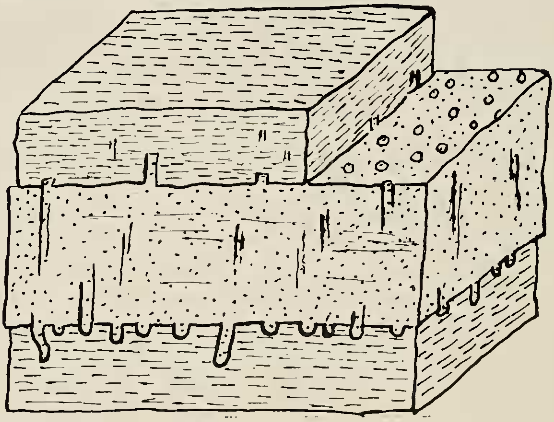


Abb. 1. Schematische Darstellung der Erhaltungsformen des *Cylindricum grande* n. sp. im km 4 des Strombergs; Zapfen der Unterseite des Sandsteins, angedeutete Vertikalröhren im Sandstein, Verlängerungen der Vertikalröhren nach oben in den hangenden Tonmergel.

Jede anorganismische Deutung der *Cylindricum*-Zapfen und -röhren (als Stylolithen, Gasblasenkanäle, ausgefüllte Hohlräume von Pflanzenwurzeln usw.) wurde von mir 1948, S. 20—27, mit eingehender Begründung abgelehnt; die dortigen Ausführungen gelten in verstärktem Maß für die großen Zapfenröhren des Stromberg-Stubensandsteins.

Die Vertikalschächte sind sicher organismisch entstanden; sie waren ökotypisch Bauten, Wohnröhren, in denen sessile oder halbsessile Tiere — mit größter Wahrscheinlichkeit Würmer — gelebt haben. Ob die Erzeuger ihre Wohnröhren dauernd in ganzer Länge bewohnt haben, ob sie etwa nur, um mit einer raschen Sedimentation Schritt zu halten („Tod durch Übersandung", Rud. Richter 1924), ihre Röhren immer höher, besonders in den hangenden Ton hinein, gebaut haben, wobei etwa die unteren Teile aufgegeben und zugefüllt worden sein könnten, läßt sich nicht feststellen. So viel ist aber zu erkennen, daß in dem Sediment der heutigen Sandsteinlinse nicht mehrere Röhren-Generationen neben- bzw. übereinander gestanden sind. Die kreisförmigen Querschnitte auf der Oberseite der Sandsteinbank (Taf. 5, Fig. 1) vergegenwärtigen daher eine gleichzeitige Siedlungsdichte und kein Nacheinander der Besiedlung. Nur ganz ausnahmsweise sind, wie die wenigen waagrechten Röhren der Schichtoberseite des Sandsteins zeigen, die Bewohner auch aus ihren Röhren herausgekrochen, und nur einmal wurde beobachtet, daß ein Bewohner seinen Bau seitlich schräg nach oben verlassen hat, wo sich die Röhre gabelte. Nach Beobachtungen an heutigen Röhrenbewohnern ändert ein gelegentliches Herauskriechen aus den Wohnbauten, etwa bei Störungen oder vor dem Tode, an der grundsätzlichen Sessilität oder Halbsessilität der Bewohner nichts. Im Gegensatz zu *Cylindricum antiquum* (Plien.) aus dem Schilfsandstein waren die großen Röhren aus dem Stubensandstein wahrscheinlich durch Schleimauskleidung, vielleicht auch Agglutination verfestigt; mög-

licherweise spricht auch die Farbe der innerhalb des hellgrauen Sandsteins durch gelbe senkrechte Farbstreifen angedeuteten einstigen Vertikalröhren für eine Wandverfestigung durch Sekretausscheidungen der Bewohner. REIS hat 1909 die Farbhöfe um manche Bohrgänge des Muschelkalks auf diese Weise erklärt; RUD. RICHTER bestätigte 1924 die Beobachtungen von REIS: Gelbe Farbhöfe von der Farbe des tierischen Sekrets umgeben die Gänge und Schächte des rezenten Schlickwurms *Arenicola* (RUD. RICHTER 1924, S. 122). Unerklärlich bleibt freilich, wovon die reiche Population der verhältnismäßig großen Röhrenbewohner des Stubensandsteins gelebt hat. Schlämmanalysen des Tonsediments, in das die Röhren hinaufreichen, ergaben keine Spur von organismischen Resten, nicht einmal pflanzlichen Detritus, der den wenigsten Keuperschichten fehlt. Dauersiedlungen von Würmern von solcher Dichte und Größe wie im Stubensandstein des Strombergs sind auf Planktonnahrung angewiesen; aber „ein Planktonreichtum, der auf Plankton angewiesene Würmer von solcher Größe und Siedeldichte ernähren kann, ist nach unseren heutigen Kenntnissen im Süßwasser unwahrscheinlich und spricht für meerische Verhältnisse“ (RUD. RICHTER 1926, S. 216). Gerade der Stubensandstein des württembergischen Raums aber ist nach allen anderen, insbesondere auch paläontologischen Indizien, in der kontinentalsten Phase der Keuperzeit entstanden, so daß marines Plankton als Ernährungsgrundlage der Wurmkolonie ausscheidet. Ökologisch sind nach RUD. RICHTER (1928) solche einfachen Röhrensiedlungen wie die Zapfenröhren des Strombergs und überhaupt alle *Cylindricum*-Schächte „wenig anspruchsvoll und meist wenig bedeutsam“. Die parallele senkrechte Richtung der Röhren ist allen Massenvorkommen einfacher Vertikalschächte gemeinsam; sie ist auf die phobotaktische Scheu zurückzuführen, die derartige, in dichten Rasen nebeneinanderlebende Sedimentbewohner vor dem gegenseitigen Anschneiden ihrer Bauten haben. In heutigen tropischen Süßwasserseen kommen verhältnismäßig große, röhrenbewohnende Würmer, meist Tubificiden, vor. Das Wasser, in dem der Sand und Ton der Zapfenschichten des Stromberg-Stubensandsteins abgelagert worden ist und in dem die Bewohner der *Cylindricum*-Röhren gelebt haben, muß nach gelegentlich vorkommenden Kristallrelikten von Steinsalz (sogenannte „Steinsalz-Pseudomorphosen“, LINCK 1940 und 1946) kontinental-brackisch gewesen sein. Nach I. VOELCKER (1933) sind aus rezenten „Salzseen der Wüste“ Wurmröhren-Kolonien nicht bekannt.

Prinzipiell haben die Vertikalschächte aus dem Stromberg-Stubensandstein große Ähnlichkeit mit den von RÜCKLIN 1934 beschriebenen, kleineren „Vertikalröhren und Schichtflächenspuren“ aus dem Voltziensandstein des Saargebiets. Auch die dortigen Röhren treten aus der Unterseite von Sandsteinen „wie die Köpfe von Kuppennägeln“ heraus, auch sie lassen sich im hangenden Mergel-Sediment noch als „matte, kreisrunde Flecken“ verfolgen. Auch die RÜCKLINschen Röhren sind zunächst einfache Vertikalschächte; viel häufiger aber als bei den Stromberg-Zapfenröhren stehen mit den saarländischen Senkrechtröhren zugehörige Schichtflächenspuren, ausgefüllte Horizontalgänge, Auskriechtunnel, in Verbindung.

Von dem Genotyp *Cylindricum antiquum* (Plien.) unterscheiden sich die Vertikalröhren aus dem Stubensandstein des Strombergs vor allem durch ihre Größe, aber auch durch eine gewisse Lockerung der starren Form so sehr, daß eine artliche Abtrennung gerechtfertigt ist. Ich bezeichne die beschriebenen einfachen Vertikalschächte (einschließlich ihrer „Zapfen“) als

Cylindricum grande n. sp.

mit der Diagnose: Eine Art von *Cylindricum* mit Zapfen und zugehörigen Vertikalröhren bis zu 50 cm Länge und 16 mm Durchmesser, in leicht gelockerter Form und mit seltenen Auskriechgängen. Fundschicht der beschriebenen und abgebildeten Stücke ist ein Sandsteinlinsen-Horizont im Mittleren Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg; der Horizont geht den ganzen Stromberg durch, so daß er für die strati-

graphische Gliederung des dortigen km 4 verwandt werden könnte („*Cylindricum*-Schichten“ oder „Zapfen-Schichten“). Ein Typus-Stück wird nicht vorgelegt; die große Lebens-Spur läßt sich nur anstehend oder auf großen Blöcken in ihren kennzeichnenden Merkmalen übersehen. Es wird auf die Beschreibung, die Abb. 1 und die Fig. der Tafeln 4 und 5 verwiesen.

Bemerkenswerterweise fanden sich im 4. Sandsteinhorizont des Strombergs, dem „Löwensteiner Sandstein“, wo er mit dem von Westen einstrahlenden Proto-Rät des Strombergs verzahnt ist, in feinsandigen Plättchen, die *Anoplophora postera* Deffn. et Fraas führen, noch einmal wohlausgebildete „Zapfen“ und angedeutete zugehörige Vertikalröhren des *Cylindricum grande* n. sp. (Gipfel des Baiselsberges bei Hohenhaslach).[3] Nach der Beschriftung könnte auch das in der Einleitung erwähnte Handstück des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart, das selbst nicht mehr nachprüfbar ist, mit seinen „Röhrenausfüllungen von Tubicolen“ von Brühl bei Eßlingen dem beschriebenen *Cylindricum grande* n. sp. entsprechen; ebenso die von Thürach (1889) angeführten „ausgefüllten Röhren und rundlichen Zapfen von Sandwürmern“ aus dem fränkischen Oberen Semionotensandstein. Träfe dies zu, so wäre *Cylindricum grande* n. sp. ein bezeichnendes Spurenfossil der 4. Stufe des Mittleren Keupers, des württembergischen Stubensandsteins.

D. *Palaeophycus* Hall 1847 (sensu Rud. Richter)

Im Stubensandstein des Strombergs fanden sich verschiedentlich fossile Spuren-Anhäufungen, die zu *Palaeophycus* Hall in der engeren Fassung von Rud. Richter zu stellen sind. Hall hatte 1847, S. 7, seinen *Palaeophycus* folgendermaßen definiert: „Stamm länglich rund, einfach oder verzweigt, zylindrisch oder subzylindrisch. Oberfläche beinahe glatt, ohne Querkämme. Offenbar hohl.“ Schimper definierte 1890, S. 59, seine Gruppe *Palaeophycus* als „kräftige, wenig verästelte Algenformen, deren Laubabschnitte entweder stielrund oder etwas abgeplattet“ sind. Zitate nach Wilckens 1947; beide alte Autoren betrachteten die Gebilde noch als „Algen“. Rud. Richter hat (1924 und 1927) den Begriff „*Palaeophycus*“, unter dem inzwischen die verschiedensten verzweigten Kriechspuren und deren Ausgüsse auf Schichtflächen geführt wurden, grundsätzlich in der Richtung eingeengt, daß zu *Palaeophycus* Hall nur fossile Spuren vom Baustil der „Geflechts- oder Rankensteine“ gestellt werden sollen. So gehört z. B. die von Schindewolf 1928, S. 38, abgebildete verzweigte „Kriechspur“ aus dem Buntsandstein nicht mehr zu *Palaeophycus*. Die „Geflechts- oder Rankensteine“, *Palaeophycus* im eigentlichen Sinne, sind nach Rud. Richter nachträgliche Zusammenhäufungen von Tunneln, Röhren usw., deren ursprüngliche Form nicht bekannt ist; die Erhaltung als „Geflecht“ setzt dabei eine Verfestigung der ursprünglichen Bauten voraus. Nach Rud. Richter können derartige „Geflechts- oder Rankensteine“, *Palaeophycus* im eigentlichen Sinne, sowohl aus losgespülten und zusammengehäuften sanderfüllten Tunnelgängen wie aus frei über Grund gemauerten Röhren entstanden sein (in Wilckens 1947). Charakteristisch für die *Palaeophycus*-Geflechte im engeren Sinne sind vor allem auch zwei Merkmale: Die Geflechte bilden mehr oder weniger flächenhafte Lagen, die mit dem Hangenden und Liegenden in keiner Weise verbunden sind, und durch gegenseitiges Überlagern und Ineinanderfließen der einstigen Tunnelgänge und Röhrenfüllungen entstanden sehr bezeichnende scheinbare „Verzweigungen“. Rezente Beispiele für solche Zusammenspülungen sind mehrfach veröffentlicht worden, so von Rud. Richter (1927) zusammengeschwemmte Wohnschläuche des Terebelliden-Wurmes *Lanice*, von Reineck (1960) ein Spülsaum des Goldköcherwurmes *Pectinaria koreni*. Ein gutes Bild eines *Lanice*-Röhrengeflechts gibt nach einer Aufnahme von Georg Wagner auch O. Abel 1935 (Abb. 399, S. 475).

[3] Neben typischen, halbkugelig aus der Schicht-Unterseite herausragenden „Zapfen“ von 17 mm Durchmesser fanden sich hier auch gleichartig im Sandstein selbst endigende, ausgefüllte Vertikalröhren.

Übersetzt man die rezenten Geflechte ins Fossile, so ergibt sich eine völlige Übereinstimmung mit der fossilen Lebens-Spur *Palaeophycus* in der Fassung von Rud. Richter (wobei selbstverständlich in keiner Weise gemeint ist, daß es sich bei den fossilen *Palaeophycus*-Geflechten gerade um *Lanice*-Röhren usw. handelt).

Palaeophycus im engeren Sinne ist vielmehr nur eine Erhaltungsform, die nicht mehr auszusagen vermag, als daß in dem Spurenträger oder in dessen Umgebung Sedimentbewohner gelebt haben, die Gänge oder Röhren unbekannter ursprünglicher Form gegraben oder gebaut haben. *Palaeophycus* dieses Sinnes ist ein sekundärer Spurentyp, der ökologisch kaum etwas aussagt und in die Öko-Kategorien A. Seilachers (1953) nicht eingereiht werden kann.

D 1. *Palaeophycus*, Kleine Form aus dem km 4

Mehrfach fanden sich im Mittleren Stubensandstein des Strombergs Sandsteinplättchen, die auf einer Seite eine dünne Schicht wirr verschlungener und sich überkreuzender, 2 mm starker, glatter Wülste tragen (Taf. 1, Fig. 3). Die Wülste sind keine Ausgüsse (Positive Reliefs) auf einer einstigen Schichtunterseite, sondern runde, zum Teil auch abgeplattete Vollformen, Füllungen ehemaliger Tunnel oder Röhren, die als „Geflecht" ohne jedes Zwischensediment kreuz und quer übereinanderliegen. Die Auflagerung liegt durchaus flächenhaft ohne jede Verbindung auf dem Sandsteinplättchen. Mehrfach sind auch die bezeichnenden scheinbaren Verzweigungen an den Überkreuzungen zu beobachten.

Eine spezifische Benennung dieses *Palaeophycus*-Geflechts kommt nicht in Frage. Um es von der unter D 2 beschriebenen größeren Form zu unterscheiden, bezeichne ich die kleine *Palaeophycus*-Spur in offener Namengebung als „*Palaeophycus* Hall (sensu Rud. Richter), Kleine Form aus dem km 4 des Strombergs". Das aus dem Mittleren Stubensandstein von Ochsenbach auf Taf. 1, Fig. 3, abgebildete Belegstück erhält in der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart die Nr. 19 689.

Die von O. Kuhn (1937, Fig. 5) abgebildete Spurenplatte aus der Acrodus-Bank des Gipskeupers vom Steigerwald dürfte dem Ochsenbacher „Kleinen *Palaeophycus*" entsprechen. Es handelt sich auch dort nicht um Ausgüsse von „verzweigten Rinnen" (positive Hyporeliefs), sondern um übereinanderliegende vollkörperliche Gangfüllungen, so daß die von O. Kuhn vorgenommene Zuweisung zu *Palaeophycus* zu Recht bestehen würde.

D 2. *Palaeophycus* Hall (sensu Rud. Richter), Große Form aus dem km 4

Am Nordabhang des Strombergs fanden sich auf Markung Eibensbach im Horizont der unter C 1 beschriebenen Vertikalröhren *Cylindricum grande* n. sp. Blöcke einer lokalen feinkörnigen Sandsteinlinse, in die zwei *Palaeophycus*-Lagen eingeschoben sind. Taf. 2, Fig. 2, zeigt einen Ausschnitt der Schichtoberseite (?) eines größeren Blocks. Die Spurenlagen bestehen aus einem flachen Gewirr kreisrunder, zum Teil auch flach und kantig zusammengedrückter Tunnel- oder Röhrenfüllungen von 7—12 mm Durchmesser. An mehreren Stellen sind scheinbare Durchkreuzungen und Durchdringungen mit verschiedener Winkelung zu erkennen. Die beiden Spurenschichten sind gleichmäßig 1 cm mächtig. Die obere liegt wieder flach und ohne jede Verbindung auf einem kieseligen, völlig spurenfreien Sandstein; auf diesen folgt die zweite Spurenlage von genau derselben Ausbildung wie die erste. Unter dieser liegt wieder ein spurenfreier Sandstein. Abb. 2 gibt eine schematische Darstellung der großen *Palaeophycus*-Form aus dem Stubensandstein des Strombergs. Das Blockbild veranschaulicht vor allem die scharfe Abgrenzung der beiden Geflechtslagen P 1 und P 2 gegen die Sandsteinschichten S 1 und S 2, ferner eine kleine Aufwölbung des Sandsteins S 1 über der Geflechtslage P 2; hier war offenbar das Geflecht etwas

höher aufgeschichtet. Ob das auf Taf. 2, Fig. 2, abgebildete Geflecht tatsächlich auf einer Schichtoberseite liegt, ist nicht sicher zu entscheiden. Ursprünglich müssen alle Geflechte natürlich einmal oben gelegen sein. Bei nicht orientierten Lesestücken aber können (entgegen einem Einwand von A. Rieth 1932, S. 38) die Geflechte des *Palaeophycus*-Typs heute auch auf einer Unterseite liegen; es kommt nur darauf an, wo getrennt wird.

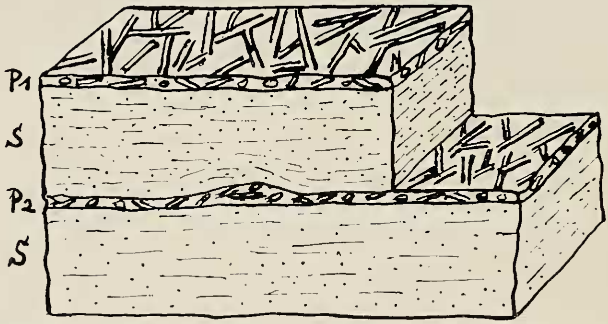


Abb. 2. Blockbild des großen *Palaeophycus*-Vorkommens im km 4 von Eibensbach mit den beiden scharf von dem spurenfreien Sandstein (S) getrennten *Palaeophycus*-Lagen (P). Das zweite Geflecht ist in der Mitte etwas höher aufgeschichtet.

Der von E. Fraas (1910, Taf. III) beschriebene „Rankenstein" aus dem Rätquarzit von Lippe entspricht in Beschreibung und Bild vollkommen dem großen Spurengeflecht aus dem km 4 des Strombergs (wenn auch Fraas seinen „Rankenstein" noch als Spongien gedeutet hat). Wahrscheinlich gehört auch das von Rieth (1932, Taf. V, Fig. b) abgebildete, ähnliche jurassische „Geflecht" eher zu der fossilen Lebens-Spur *Palaeophycus* statt zu den Hornschwämmen, wie Rieth vermutete (eine Deutung, die für das Stubensandstein-Geflecht von vornherein nicht in Frage kommt). Ein besonders interessantes Analogon hat Abel in „Vorzeitliche Lebensspuren" 1935, S. 474, abgebildet. Seine Fig. 398 zeigt die Aufsicht auf eine Spurenplatte des obersilurischen *Artrophycus alleghaniensis* (Harlan), auf der ausgefüllte Röhrenfragmente dieses Spurenfossils kreuz und quer übereinanderliegen. Abel hat das Stück genauso gedeutet, wie es hier nach Rud. Richter für *Palaeophycus* im engeren Sinne geschah. Nimmt man den Röhrenfragmenten der Abelschen Platte die für „*Artrophycus*" bezeichnende Querskulptur weg, so sieht die Silur-Spurenplatte genauso aus wie der *Palaeophycus* Taf. 2, Fig. 2 (die Röhrenfragmente der Silurplatte sind etwas schärfer erhalten). *Artrophycus alleghaniensis* (Harlan) ist aber bei ungestörter Erhaltung, wie Abels Fig. 400 zeigt, ein typischer „Freßbau" (A. Seilacher), der aus vertikal im Sediment dicht nebeneinanderstehenden, büschelförmig angeordneten skulpierten Röhren besteht. Der Ichno-Name *Artrophycus alleghaniensis* kann nur für diesen charakteristischen primären „Freßbau" gelten. Die Spurenplatte mit den kreuz und quer auf der Schichtfläche liegenden Röhrenfragmenten zeigt aber die eigentlichen Merkmale des Freßbaus *Artrophycus* nicht; sie entspricht vielmehr dem Baustil „*Palaeophycus*", wobei die bezeichnende Skulptur der Röhrenfragmente hier einmal ausnahmsweise verrät, von welcher primären Lebens-Spur die verschwemmten Fragmente des sekundären Geflechts stammen. Bei den meisten *Palaeophycus*-Geflechten kann diese Frage nicht beantwortet werden.

Das auf Taf. 2, Fig. 2, abgebildete *Palaeophycus*-Geflecht aus dem Stubensandstein des Strombergs stammt aber aus demselben Horizont, aus dem unter C 1 die großen Vertikalröhren *Cylindricum grande* n. sp. beschrieben worden sind. Die Röhrenfragmente der beiden Geflechtslagen des Blocks Taf. 2, Fig. 2, entsprechen mit ihren Durchmessern und ihrer runden Form so sehr den Füllungen der beschrie-

benen großen *Cylindricum*-Röhren, daß die zwei *Palaeophycus*-Lagen wahrscheinlich aus losgelösten und zusammengeschwemmten Vertikalröhren des *Cylindricum grande* n. sp. bestehen. Dazu müßte freilich, wie schon in Abschnitt C 1 vermutet wurde, die Wand der Vertikalröhren irgendwie verfestigt gewesen sein, so daß die sandgefüllten Röhrenschläuche transportiert werden konnten. Sicher ist die Frage nicht zu entscheiden, da sowohl den Röhrenfragmenten der Geflechte wie den *Cylindricum*-Schächten selbst Differentialmerkmale wie die Querskulptur des silurischen *Artrophycus* fehlen. Auf jeden Fall aber müßte das Geflecht der auf Taf. 2, Fig. 2, abgebildeten Spurenplatte bei *Palaeophycus* im engeren Sinne verbleiben.

Eine spezifische Benennung der großen *Palaeophycus*-Spur aus dem Mittleren Stubensandstein von Eibensbach kommt nicht in Frage. Um sie aber von der in Abschnitt D 1 beschriebenen kleinen *Palaeophycus*-Spur des km 4 (die sicher von einem anderen Erzeuger stammt) zu unterscheiden, bezeichne ich das auf Taf. 2, Fig. 2, abgebildete Geflecht vom Baustil *Palaeophycus* Hall im engeren Sinne als

„*Palaeophycus* sp. Große Form aus dem km 4 des Strombergs".

Als Belegstück erhält die abgebildete Platte im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart die Nr. 19 690. Es wird für möglich gehalten, daß das große *Palaeophycus*-Geflecht aus Fragmenten des *Cylindricum grande* n. sp. besteht.

Auswertung und Vergleich mit anderen Keuper-Ichnocoenosen

Die Gesamtbetrachtung der beschriebenen, bis jetzt bekannten Spuren-Fauna der 4. Stufe des Mittleren Keupers, des württembergischen Stubensandsteins, und — soweit es sich ermitteln ließ — seiner außerwürttembergischen Äquivalente ergibt zunächst, daß Lebens-Spuren von Evertebraten im wesentlichen auf die unteren Horizonte dieser Keuperstufe beschränkt sind und dabei Räume bevorzugen, in denen Wirbeltierreste besonders häufig sind (Stromberg). Stratinomisch liegen bis jetzt ausschließlich „Innen-Spuren", ökologisch gesehen „Freßbauten" (Fodinichnia) und „Wohnbauten" (Domichnia) vor. Es fehlen bis jetzt „Kriechspuren" (Repichnia), „Ruhespuren" (Cubichnia) und erst recht „Weidespuren", die für bathyale Meeresräume bezeichnend sind (Öko-Kategorien nach Seilacher 1955). Die beschriebenen Innen-Spuren des km 4 verteilen sich zudem auf wenige einfache Formen (Gattungen), Freß- und Wandertunnel der Sammelgattung *Planolites* Nich. (sensu Rud. Richter), 3 Arten Stopftunnel der Gattung *Taenidium* Heer und 1 Wohnbau (*Cylindricum* Linck. Dazu kommen als nicht weiter auswertbare Sekundär-Spurenformen 2 Geflechte *Palaeophycus* Hall (sensu Rud. Richter).

Die nach den Seilacherschen Öko-Kategorien aufgegliederte Tabelle versucht, die beschriebene Spuren-Fauna des km 4 mit den bis jetzt bekannten Ichnocoenosen der anderen Stufen des Mittleren Keupers und des Räts zu vergleichen und zugleich einen ersten Katalog der bis jetzt bekannten Evertebraten-Spuren des Mittleren und Oberen Keupers zu geben. Die Zusammenstellung kann nur vorläufig und unvollkommen sein, weil bis jetzt nur die Evertebraten-Spurenfauna des Schilfsandsteins systematisch bearbeitet worden ist (Linck 1948).[4] Für die anderen Stufen des Mittelkeupers konnten neben eigener Kenntnis nur Einzelangaben der Literatur benützt werden; für die Spuren-Fauna des Räts wurde das reiche Material des Tübinger Instituts durchgesehen. Streng genommen sind die Spalten der Tabelle auch schwer vergleichbar. Die meisten genannten Spuren fanden sich in den sandigen Sedimenten des Keupers; nicht etwa nur, weil die Erzeuger ausnahmslos Sandbewohner gewesen wären, sondern weil sich erfahrungsgemäß in sandigen Sedimenten, insbesondere beim Wechsel von Sand- und Tonlagen, Lebens-Spuren am ehesten fossil erhalten. In den vielfältigen Mergelfolgen, Kalk- und Dolomitbänkchen des Mittleren Keupers waren die Be-

[4] Neue, in der Veröffentlichung von 1948 noch nicht berücksichtigte Funde bereichern das Bild der Spuren-Fauna des Schilfsandsteins im nordwestlichen Württemberg.

Spuren-Übersicht des Mittleren und Oberen Keupers

Öko-Kategorien nach SEILACHER	Mittlerer Keuper					Oberer Keuper
	km 1	km 2	km 3	km 4	km 5	Rät
„Ruhespuren"	*Isopodichnus*[1, 3]	*Isopodichnus*[2] *Sagittichnus*[2, 5] *Pelycipodichnus*[5]	*Isopodichnus*[1]	(*Isopodichnus*?)[3]		*Isopodichnus*[1, 5] *Asteriacites*[5]
„Wohnbauten"	*Cylindricum*[4]	*Cylindricum*[2] *Arenicolites*[8] *Biformites*[2]	*Cylindricum*[4, 6]	*Cylindricum* *grande* n. sp.		*Arenicolites* *Biformites*
„Freßbauten"	*Taenidium*? *Annelidichnium*[3] *Steigerwaldichnium*[3] (*Corophioides*?)[7]	*Planolites* cfr. *Taenidium*		*Planolites* *Taenidium* 3 sp.		*Planolites* *Taenidium* cfr. *duplum* *Rhizocorallium* *Corophioides*
„Weidespuren"						
„Kriechspuren"	?	*Limuludichnus* 2 sp.[2] cfr. *Gyrochorte*[2] *Ichnyspica*[2] Div.	?[6]			*Limuludichnus*
Zusätzlich: Geflechte	*Palaeophycus*[3]	*Palaeophycus*[2] (gekörnelt)		*Palaeophycus* 2 sp.		*Palaeophycus*

[1] LINCK, O., 1942. [2] LINCK, O., 1948. [3] KUHN, O., 1937. [4] PFEIFFER, W., 1931. [5] SEILACHER, A., 1953, 1958. [6] KUHN, O., 1932 („Schöne Kriechspuren und Tubicolenröhren" aus dem Blasensandstein von Ebrach). [7] REHNELT, K., 1953. [8] REIFF, W., 1938. Zu *Isopodichnus* im km 1: Neuerdings zusammen mit reichskulpierten Tunneln auch in der „Engelhofer Platte".

dingungen für die Bewahrung von Spuren von vornherein ungünstig. Die einzelnen Keuperstufen sind als ausgesprochene Zeitstufen zudem in sich uneinheitlich; so setzt sich die Stufe der Bunten Mergel, der km 3, in Württemberg aus verschiedenen Mergeln, dolomitischen Bänkchen mit mariner Fauna und dem Kieselsandstein zusammen. Eine sinnvolle Aufteilung müßte diese Faziesbildung berücksichtigen; dazu reicht aber bis jetzt das Material nicht aus. Artnamen sind in der Übersicht weggelassen; außerwürttembergische Spurenvorkommen von Bedeutung wurden in Klammern gesetzt.

Eindringlich veranschaulicht die Tabelle zunächst, daß bis jetzt im km 4 (ohne den nicht weiter auswertbaren *Palaeophycus* im engeren Sinne) nur einfache Wohn- und Freßbauten gefunden wurden, während die kunstvolleren Wohnbauten *Arenicolites* und *Biformites* (*Biformites insolitus* Linck 1948), die im km 2 und Rät vertreten sind, fehlen, ebenso komplizierte rhizocorallide Freßbauten, die mit *Corophoides* vielleicht im km 1 (Rehnelt 1953/54) und unverkennbar im Schwäbischen Rät vertreten sind. Die von Seilacher (1953) enträtselte „Kaffeebohnen-Spur“ *Isopodichnus* Born.[5] ist nach O. Kuhn (1937, Abb. 1) zusätzlich im fränkischen Oberen Semionotensandstein (= Unterer Stubensandstein Württembergs) festgestellt worden; dies fällt auf, da dieser Ruhespur eines epipsammontischen Arthropoden wahrscheinlich ein ziemlich einheitlicher marin-brackischer Charakter zukommt (Linck 1942). Im württembergischen Raum ist *Isopodichnus* im km 4 noch nie beobachtet worden. Im übrigen sind gerade *Isopodichnus* und *Cylindricum* als die Charakter-Spurenfossilien des Mittleren Keupers anzusehen. Selbstverständlich ist es möglich, daß auch einmal im Stubensandstein Ruhespuren (etwa von Muscheln *Pelycipodichnus* Seilacher 1953) oder irgendwelche Kriechspuren (am ehesten wohl von Arthropoden, etwa Apuditen) gefunden werden; sie dürften aber so selten bleiben, daß sie das von einfachen Wohn- und Freßbauten bestimmte Spuren-Spektrum des km 4 nicht wesentlich ändern würden. Diese primitive Spuren-Fauna wird für den nach allen anderen Indizien zweifelsfrei kontinentalen Bildungsraum des Stubensandsteins bezeichnend bleiben.

Im ganzen spiegelt die vergleichende Zusammenstellung der Evertebraten-Spuren des Mittleren und Oberen Keupers das allmähliche Abklingen mariner und postmariner Bildungsverhältnisse bis zum km 4 und das Wiederaufleben vollmariner Bildungsverhältnisse in der Raetzeit wider. Besonders bedeutsam ist dabei der von Rehnelt (1953/54), allerdings mit einem Fragezeichen veröffentlichte Fund eines rhicoralliden Spreitenbaus „*Arenicoloides lunaeformis* (Blanckenhorn) Kolesch“ im Benker Sandstein des Bayreuther Gipskeupers. Die Abbildung von Rehnelt zeigt „Hühner-Trappen“, wie sie ja auch die häufigste Erhaltungsform dieses heute als *Corophioides* bezeichneten vertikalen Spreitenbaus im Buntsandstein ist; die Spreite selbst ist allerdings an dem Stück aus dem Benker Sandstein nicht nachgewiesen. Aber wahrscheinlich handelt es sich um einen Spreitenbau des Typs *Corophioides* (auch bei den Buntsandsteinvorkommen sind die Spreiten nur selten nachweisbar). Bezeichnend ist im übrigen, daß sich die Spur gerade in einer Sandfazies des km 1 erhalten hat. Die durch ihre Spreiten bestimmten Freßbauten der Familie Rhizocorallidae sind sicher marin. Auch die Ichnocoenose des km 2 (Linck 1948) enthält noch marine Erinnerungen (z. B. *Biformites*), überhaupt spricht schon die Vielfalt und die Differenziertheit der dort beobachteten Spuren gegen eine rein kontinentale Bildung der Stufe. Die 3. Stufe des Mittelkeupers, die „Bunten Mergel Württembergs“, dürften wenigstens zeitweise noch postmarine Spurenfossilien führen, doch sind an Evertebraten-Spuren bis jetzt nur

[5] Seilacher hat 1953 (b) alle bilobaten Ruhespuren vom „Kaffeebohnen-Typ“ dem Ichnogenus *Cruziana* d'Orbigny und der Art *didyma* Salter unterstellt; in einer späteren Veröffentlichung hat er entsprechend das Ichnogenus *Rusophycus* Hall verwandt. Einem Vorschlag Glaessners folgend, hat Seilacher neuerdings (1960) wieder wenigstens alle durchweg kleineren triassischen Cruzianen bzw. Rusophycen von den größeren paläozoischen Cruzianen abgetrennt, um sie wieder unter dem alten Gattungsnamen *Isopodichnus* Bornemann zu führen. Es ist dies einfach zweckmäßig.

Cylindricum und *Isopodichnus* (*Isopodichnus eutendorfensis* Linck 1942) bekannt und beschrieben. Alle Spuren fanden sich in der Sandfazies der Stufe, dem württembergischen Kieselsandstein und seinem Äquivalent, dem fränkischen Blasensandstein, der auch verhältnismäßig viele Tetrapoden-Fährten enthält. Nach der primitiven, rein kontinentalen Spuren-Fauna des Stubensandsteins sind aus der 5. Stufe des Mittleren Keupers, den württembergischen Knollenmergeln, keine Evertebraten-Spuren bekannt (und auch kaum zu erwarten). Im Sandstein des schwäbischen Räts aber setzt eine reiche Spuren-Fauna mit differenzierten Formen, darunter einer größeren Art von *Biformites*, und rhizocoralliden Spreitenbauten wieder voll marin ein.

Zusammenfassung

Nach einem Überblick über die in der Literatur erwähnten fossilen Lebens-Spuren von Evertebraten der 4. Stufe des Mittelkeupers, des württembergischen Stubensandsteins, wurden die bis jetzt bekannten Spuren des km 4 beschrieben und ausgewertet. Neu benannt wurden dabei: 1 Art *Cylindricum*, *C. grande* n. sp., 2 Arten *Taenidium*, *T. crinoidiforme* n. sp. und *T. duplum* n. sp.; in offener Namengebung wurden beschrieben: 1 Art *Taenidium*, und an Sammeltypen *Planolites* im engeren Sinne und *Palaeophycus* im engeren Sinne (dieser mit 2 Formen).

Die beschriebene Spurenfauna des Stubensandsteins wurde, aufgegliedert nach den Öko-Kategorien Seilachers, mit den Ichnocoenosen der anderen Stufen des Mittelkeupers und des Räts verglichen. Die „primitive" Spurengemeinschaft des km 4 wurde als charakteristisch für die kontinentalste Phase der Keuperbildung angesehen; die Evertebraten-Spuren des Stubensandsteins unterscheiden sich eben durch ihre Typenarmut und Einfachheit von den mehr oder weniger marin oder postmarin geprägten Ichnocoenosen der übrigen Stufen des Mittelkeupers und des Räts.

Literaturverzeichnis

Abel, O.: Vorzeitliche Lebensspuren. Gustav Fischer, Jena 1935.

Berckhemer, F.: Wirbeltierfunde aus dem Stubensandstein des Strombergs. — Naturw. Monatsschr. „Aus der Heimat" 51. 1938.

Brady, L. F.: Invertebrate tracks from the Coconino sandstone of northern Arizona. — J. of Paleontol. vol. 21. 1947.

Fraas, E: „Rankensteine" aus dem Rhätquarzit vom Vierenberg bei Schötmar. — Jb. Niedersächsischer Ver. Hannover 1910.

Hall, J.: Palaeontology of New York 1. — Albany 1847.

Häntzschel, W.: Lebensspuren als Kennzeichen des Sedimentationsraums. — Geol. Rdsch. 43. 1955.

Heer, O.: Die Urwelt der Schweiz. — Zürich 1865.

— Flora fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz. — Zürich 1877.

Huene, F. v.: Neue Fährten aus der Trias. — Zbl. Mineral. usw., Abt. B. 1935.

— Eine Fährtenplatte aus dem Stubensandstein des mittleren Keupers der Tübinger Gegend. — Zbl. Mineral. usw., Abt. B. 1941.

Howell, Benjamin F.: Burrows of *Skolithos* and *Planolites* in the Cambrian Hardyston Sandstone of Reading, Pennsylvania. — Wagner Free Inst. Sci., 3. Philadelphia 1943.

Köpf, E.: Die geologischen Verhältnisse am Spitzberg bei Tübingen. — Diss. Tübingen 1925.

Kuhn, O.: Labyrinthodonten und Parasuchier aus dem mittleren Keuper von Ebrach in Oberfranken. — Neues Jb. für Mineral. usw., Abt. B, 69. 1932.

— Neue Lebensspuren von Würmern aus der deutschen Obertrias (Steigerwald). — Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1937 a.

— Bemerkungen zur Entstehung und Gliederung des oberen Keupers in Südwestdeutschland. — Beitr. naturkundl. Forsch. in Südwestdeutschland 2. 1937 b.

Lang, R.: Der mittlere Keuper im südlichen Württemberg. — Jahresh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg 65. 1909 a und 1910.

— Über Lagerung und Entstehung des mittleren Keupers im südlichen Württemberg. — Centralbl. Mineral. usw. 1909 b.

LINCK, O.: Schichtfolge und Entstehung des Stubensandsteins des Strombergs. — Naturw. Monatsschr. „Aus der Heimat" 51. 1938.
— Über alte und neue Pseudomorphosenbildungen aus dem Stubensandstein des Strombergs (Mittl. Keuper). — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg 96. 1940.
— Die Spur *Isopodichnus.* — Senckenbergiana 25. 1942 a.
— Beobachtungen an einem Klärbecken. Eine geologisch-biologische Studie. — Naturw. Monatsschr. „Aus der Heimat" 55. 1942 b.
— Fossile Wurzelböden aus dem Mittleren Keuper. — Natur und Volk 73. 1943.
— Lebens-Spuren aus dem Schilfsandstein NW-Württembergs und ihre Bedeutung für die Bildungsgeschichte der Stufe. — Jahresh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg 97—101. 1948.
— Drift-Marken von Schachtelhalm-Gewächsen aus dem Mittleren Keuper (Trias). — Senckenbergiana Lethaea 37. 1956.
— in CARLÉ, W., & LINCK, O.: Die Stromberg-Mulde im nordwestlichen Württemberg. Eine tektonische Untersuchung mit besonderer Berücksichtigung der benützten Leithorizonte des Mittleren Keupers. — Neues Jb. Mineral. usw. Abh. 90, Abt. B. 1949.
— Drift-Marken von Schachtelhalm-Gewächsen aus dem Mittleren Keuper (Trias). — Senckenbergiana Lethaea 37. 1956.
MÄGDEFRAU, K.: Über einige Bohrgänge aus dem Unteren Muschelkalk von Jena. — Palaeont. Z. 14. 1932.
MÜLLER, A. H.: „Helminthoide" Lebensspuren aus der Trias von Thüringen. — Z. „Geologie" 4. 1955.
— Weitere Beiträge zur Ichnologie, Strationomie und Ökologie der germanischen Trias I. — Z. „Geologie" 5. 1956.
PFEIFFER, W.: Bericht über einen Vortrag „Würmer in der Oberen Trias". — Jbe. u. Mitt. Oberrh. Geol. Ver. 20. 1931.
PLIENINGER, W. H. TH. v.: Über Reliefs im Keupersandstein. — Jahresh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg 1. 1845.
REHNELT, K.: *Arenicoloides lunaeformis* (Blanckenhorn) Kolesch im Bayreuther Benker Sandstein. — Veröff. Naturw. Ges. Bayreuth 8. 1953/54.
REIFF, W.: Obere bunte Estherienschichten, Schilfsandstein und Dunkle Mergel im mittleren Württemberg. — Tübinger Geogr. u. Geol. Abh., Reihe I, 26. 1938.
REINECK, H. E.: Über eingeregelte und verschachtelte Röhren des Goldköcher-Wurmes *(Pectinaria koreni).* — Natur und Volk 90. 1960.
REIS, O. M.: Über Bauten und Tubikolen, über Rhizocorallium und verwandte Versteinerungen im Muschelkalk Frankens. — Geogn. Jh. 22. 1909.
RICHTER, RUD.: Ein devonischer „Pfeifenquarzit", verglichen mit der heutigen „Sandkoralle" (*Sabellaria,* Annelidae). — Senckenbergiana 2. 1920.
— *Scolithus, Sabellarifex* und Geflechtsquarzite. — Senckenbergiana 3. 1921.
— Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie VII—XI. — Senckenbergiana 6. 1924.
— Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. — Paläontol. Z. 9. 1928.
— Marken und Spuren aus allen Zeiten. I. Wühlgefüge durch kotgefüllte Tunnel (*Planolites montanus* n. sp.) aus dem Ober-Karbon der Ruhr. — Senckenbergiana 19. 1937.
RIETH, A.: Neue Funde spongeliomorpher Fucoiden aus dem Jura Schwabens usw. — Geolog. u. Paläontolog. Abh. N. F. 19. 1932.
RÜCKLIN, H.: Über Wurmspuren im Voltziensandstein des Nordsaargebiets. — Bad. Geol. Abh. 6. 1934.
— Neue Lebensspuren aus dem oberen Voltziensandstein und dem unteren Muschelkalk des Saarlandes. — Bad. Geol. Abh. 9. 1937.
SCHIMPER, W. PH., und SCHENK, A.: Palaeophytologie, in Handbuch der Palaeontologie von K. A. ZITTEL, II. Abt. München/Leipzig 1890.
SCHINDEWOLF, O. H.: Studien aus dem Marburger Buntsandstein V. — Senckenbergiana 10. 1928.
SEILACHER, A.: Studien zur Palichnologie I. Über die Methoden der Palichnologie. — Neues Jb. Geol. u. Palaeontol. Abh. 96. 1953 a.
— Studien zur Palichnologie II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia). — Neues Jb. Geol. u. Palaeontol. Abh. 98. 1953 b.
— in SCHINDEWOLF, O. H., & SEILACHER, A.: Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). — Akad. d. Wissensch. u. d. Literatur, Mainz. Abh. Mathem. Naturw. Klasse 10. 1955.
— Zur ökologischen Charakteristik von Flysch und Molasse. — Eclogae Geol. Helvetiae 51. 1958.
— Lebensspuren als Leitfossilien. — Geol. Rdsch. 49. 1960.
STAESCHE, K.: Der Buntsandstein des Saarlandes. — Festschr. z. 55. Tagung d. Oberrh. Geol. Ver. Saarbrücken. 1927.

STOLL, H.: Versuch einer stratigraphischen Gliederung des Stubensandsteins im westlichen Württemberg. — Jh. u. Mitt. Oberrh. Geol. Ver. N. F. 18. 1929.

TAVANI, G.: Nuovi ritrovamente di *Uintacrinus* nelle „Argille scagliose" dell'Appenino reggiano e bolognese. — Atti delle Società Toscana di Scienze Naturali 49, 8. 1941.

THÜRACH, H.: Übersicht über die Gliederung des Keupers im nördlichen Franken usw. — Geogn. Jh. 1888/89.

— Beiträge zur Kenntnis des Keupers in Süddeutschland. — Geogn. Jh. 1901.

TRUSHEIM, F.: Triopsiden (Crust. Phyll.) aus dem Keuper Frankens. — Paläontol. Z. 19. 1937.

VOLLRATH, P.: Beiträge zur vergleichenden Stratigraphie und Bildungsgeschichte des mittleren und oberen Keupers in Südwestdeutschland. — Neues Jb. Mineral. usw., Bd. 61, Abt. B. 1929 a.

— Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Neubearbeitung. — Stuttgart 1929 b.

VOELCKER, J.: Wurmröhren aus dem unteren (?) Buntsandstein der Rheinpfalz. — Bad. Geol. Abh. 5. 1933.

WEISS, W.: Beobachtungen an Zopfplatten. — Z. Dtsche. Geolog. Ges. 92. 1940.

— Die Entstehung der „Zöpfe" im Schwarzen und Braunen Jura. — Natur und Volk 71. 1941.

WILCKENS, O.: Palaeontologische und geologische Ergebnisse der Reise von KOHL-LARSEN (1928—1929) nach Süd-Georgien. — Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 474. 1947.

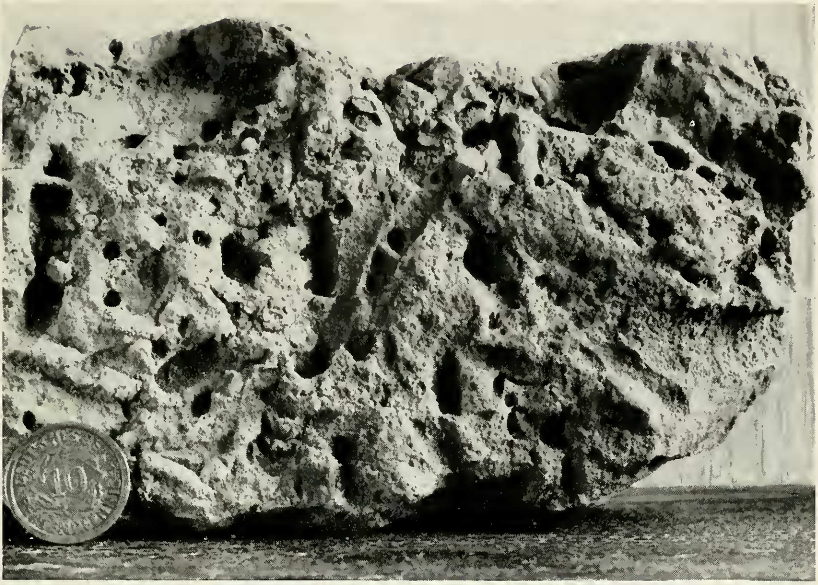
Anschrift des Verfassers: Dr. h. c. Otto Linck, Güglingen (Württemberg)

Tafel 1.

Fig. 1. *Planolites* sp. Schichtoberseite. Mehrere Tunnel-Generationen mit Durchkreuzungen. Unterer Stubensandstein von Eibensbach im Stromberg. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart Nr. 19 686.

Fig. 2. *Taenidium crinoidiforme* n. sp. Mittlerer Stubensandstein von Cleebronn im Stromberg. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart Nr. 19 687.

Fig. 3. *Palaeophycus* sp. Kleine Form. Mitttlerer Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart Nr. 19 689.



1



2

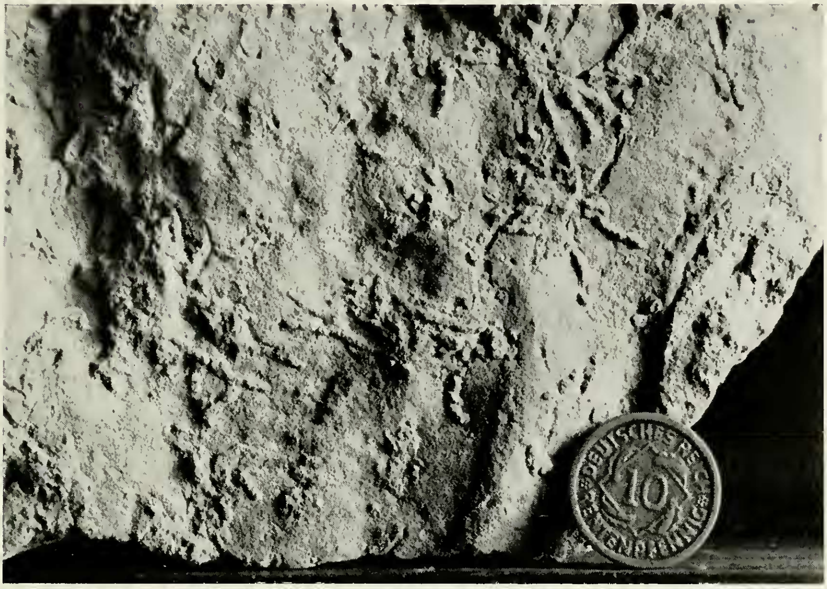


3

Tafel 2.

Fig. 1. *Taenidium* sp. Kleine, büschelige Form. Mittlerer Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart Nr. 19 688.

Fig. 2. *Palaeophycus* sp. Große Form. Mittlerer Stubensandstein von Eibensbach im Stromberg. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart Nr. 19 690.



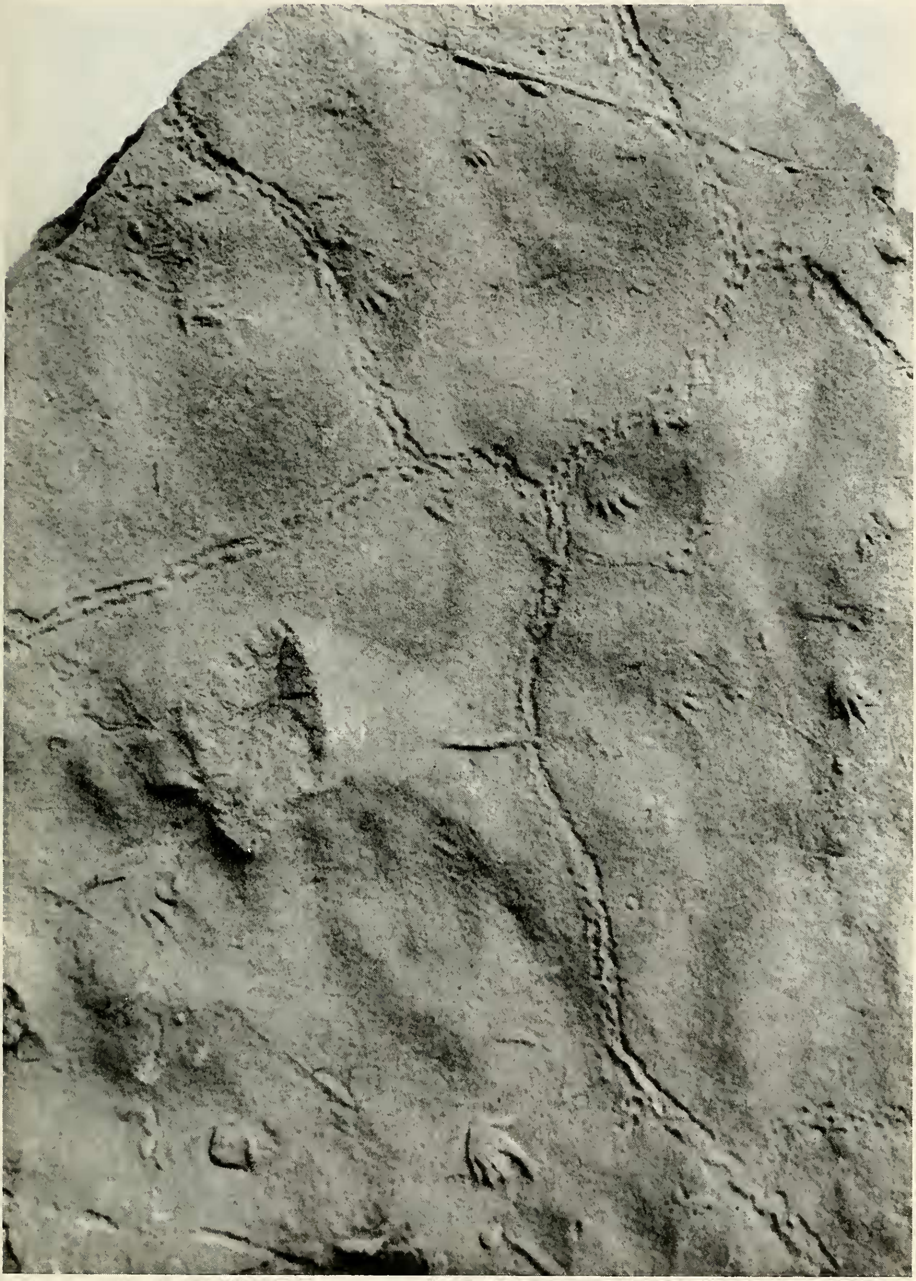
1



2

Tafel 3.

Fig. 1. *Taenidium duplum* n. sp. auf einer Pseudosuchier-Fährtenplatte aus dem Stubensandstein von Feuerbach. Schichtunterseite, Ausschnitt; etwa 1 : 3. Geologisch-Paläontologisches Institut Tübingen Nr. 1 c 1124.



1

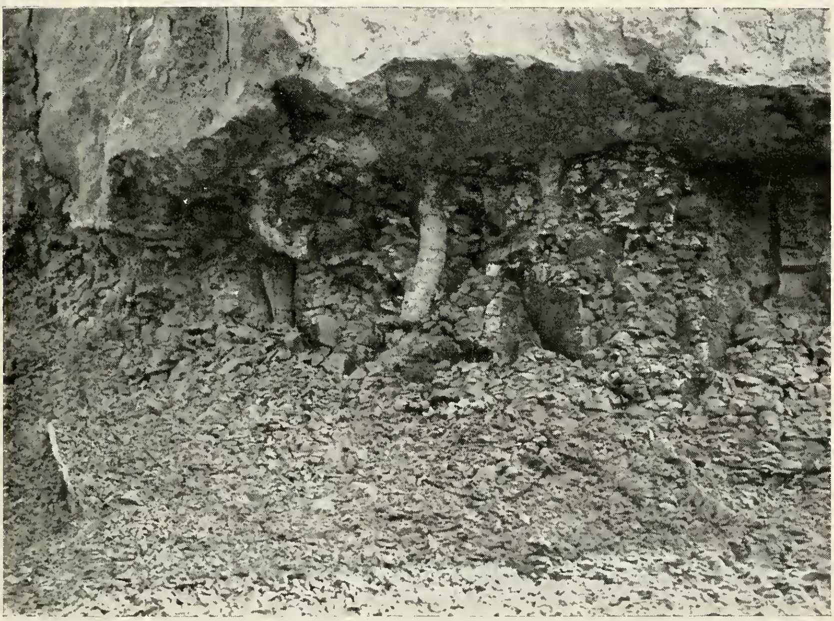
Tafel 4.

Fig. 1. *Cylindricum grande* n. sp. Zapfen der Schichtunterseite. Mittlerer Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg. 1 : 3.

Fig. 2. *Cylindricum grande* n. sp. Zwei längere Zapfen der Schichtunterseite im Anstehenden. Mittlerer Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg. 1 : 3.



1



2

Tafel 5.

Fig. 1. *Cylindricum grande* n. sp. Schichtoberseiten mit Röhrenquerschnitten. Mittlerer Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg. 1 : 8.

Fig. 2. *Cylindricum grande* n. sp. Verlängerungen der Vertikalröhren als „Obere Zapfen" in die hangenden Mergel. Mittlerer Stubensandstein von Ochsenbach im Stromberg. 1 : 3.



1



2